

DIE MIKROSKOPISCHE INNERVATION DES HERZENS DER AMPHIBIEN*

Von

A. ÁBRAHÁM

Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged, Ungarn

Das Herz der Amphibien hat vier Höhlen und ist ventral gelegen. Seine Bestandteile sind der *Sinus venosus*, die beiden Atrien, der Ventrikel und der *Bulbus cordis*. Die Nervenverbindungen der einzelnen Herzabschnitte wurden am Seefrosch (*Rana ridibunda*) und am Feuersalamander (*Salamandra maculosa*) unter Benutzung der EHRLICHschen vitalen Methylenblau-Methode und verschiedener Versilberungsverfahren untersucht.

Das EHRLICHsche Methylenblauverfahren wurde supra- und intravital angewandt. Im ersteren Falle wurden die Tiere durch Dekapitation entblutet, soviel 0,5%ige Methylenblaulösung (in physiologischer Kochsalzlösung gelöst) in die Bauchhöhle gespritzt, bis sie prall gefüllt war, dann die Tiere 6 Stunden bei Zimmertemperatur gehalten, danach die Bauchwand eröffnet und das Herz mitsamt den grossen Gefässen der Luft ausgesetzt, worauf alsbald Blaufärbung des Materials eintrat. Nun wurde in 10%igem Ammonium molybdänicum fixiert und dann der Verlauf der Nerven an Zupfpräparaten verfolgt. In anderen Versuchsreihen erhielten die mit Chloroform narkotisierten Tiere langsam verdünnte Methylenblaulösung intrakardial injiziert. Dieses Verfahren eignete sich zur Untersuchung des Verlaufes der Nerven und ihrer stärkeren Verzweigungen, erwies sich aber zur Erkennung der feineren Strukturen als unzulänglich. Besser brauchbar war das Verfahren von SCHABADASCH, bei dem auch die Herstellung von Gefrierschnitten unschwer gelang; zur Klärung der ganz feinen Strukturen aber war auch diese Methode nicht hinreichend geeignet.

Am vorteilhaftesten erwiesen sich bei der Erforschung des Nervensystems des Amphibienherzens die Silberimprägnationsverfahren. Besonders gute Dienste leistete das BIELSCHOWSKY'sche Verfahren, und zwar sowohl in der GROS'schen, als auch in der ÁBRAHÁM'schen Modifikation. In den Besitz gut brauchbarer Präparate gelangten wir auch bei der Verwendung der BIELSCHOWSKY—GROS—

* Teil der erscheinenden Monographie des Verfassers: „Die mikroskopische Innervation des Herzens und der Blutgefässe der Wirbeltiere“.

CAUNA'schen Methode und des Verfahrens von JABONERO und RAMON Y CAJAL, welches letzteres an Totalpräparaten unverändert in der von CAJAL angegebenen IV. Modifikation zur Anwendung gelangte.

Alles, was wir im folgenden bzgl. der Nervenverbindungen des Froschherzens und des Herzens des gefleckten Erdsalamanders mitteilen, wurde an nach den obigen Verfahren hergestellten Präparaten ermittelt. Zur Klärung der histologischen Verhältnisse wurden natürlich auch fixierte und gefärbte Präparate hergestellt. Die Cholinesteraseaktivität der Nervenzellen und Nervenfasern wurde nach dem von GEREBTZOFF—COUPLAND—HOLMES'schen Verfahren und die Neurosekretion nach der GÖMÖRI'schen Chromhämatoxylin-Phloxinfärbung untersucht.

Zur Imprägnierung wurden die Herzen in 10%igem neutralen Formalin — gewöhnlich 1—2 Monate lang — fixiert und zwar oft derart, dass wir die ins Herz eintretenden und es verlassenden Gefässe unterbanden, in die Herzhöhlen Formalin spritzten und dann die Herzen in Formalin legten. Meistens wurde das Material zu 20—40 μ dicken Gefrierschnitten aufgearbeitet und diese auf die zuvor erwähnte Weise versilbert und zuweilen auch nachvergoldet. Zum Studium der Zusammenhänge haben wir aus den Vorhofwänden, vorwiegend aus dem *Septum atriorum*, auch Totalpräparate angefertigt, welche sich betreffs des allgemeinen Nervenbildes als überaus nützlich und aufschlussreich erwiesen.

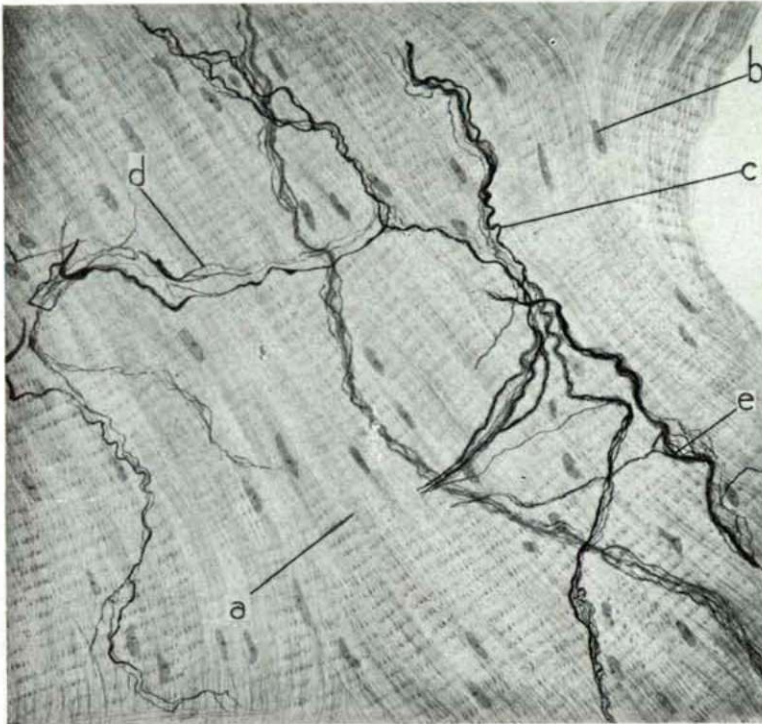
Im folgenden wollen wir die Innervation der einzelnen Herzabschnitte (*Sinus venosus*, Vorhöfe, Kammer) und dann die Herzganglien erörtern.

Sinus venosus

Die Wand des *Sinus venosus* ist überaus dünn und sehr dehnbar. Histologisch lässt sie eine *Tunica intima*, *Tunica media* und *Tunica adventitia* unterscheiden. Die *Tunica intima* besteht aus Endothel und *Lamina propria*. Die grossen polygonalen Zellen des Endothels liegen mit dem kernhaltigen Anteil gegen das Lumen stark vorgewölbt. Die Kerne enthalten gewöhnlich einen, vereinzelt aber auch zwei Kernkörperchen. Die *Lamina propria* besteht aus kollagenen Fasern, denen relativ reichlich elastische Fasern untermischt sind. Die Dicke der *Lamina propria* wechselt an den verschiedenen Gebieten. Die *Tunica media* bilden teils zirkulär, teils längsgeordnete glatte Muskelzellen. In der Nähe des *Atriums* erscheinen einzelnstehende, quergestreifte Muskelfasern und kleinere und grössere aus quergestreiften Muskelfasern bestehende Bündel und Balken, letztere vorwiegend längsgeordnet. Die Muskelemente sind in beiden Fällen von Bindegewebsbündeln durchzogen. Die *Adventitia* ist verhältnismässig dick, teils derb, teils locker strukturiert. Stellenweise finden sich reichlich Chromatophoren und kleinere oder grössere Blutgefässe.

Die Nervenfasern des *Sinus venosus* werden in totalimprägnierten Präparaten einwandfrei sichtbar, es sind zum kleineren Teil mit einer etwas gestreckte Kerne enthaltenden SCHWANN'schen Membran umgebene, dünne sympathische Fasern und zum grösseren Teil dicke, markhaltige *Vagus*fasern, welche in kleineren und grösseren Stämmen den Atrien zustreben. Längs der Stämme, aber auch in einiger Entfernung von ihnen, sind Nervenzellen häufig. Sie lassen zwei Typen unterscheiden. Beide sind unipolare Formen mit relativ

dickem Fortsatz. Die eine Zellart weist die Hauptfaser umgebende spirale Fasern auf, die bei der anderen fehlen. Die Zellen sind verhältnismässig gross, in ihrem *Protoplasma* werden die Neurofibrillen zuweilen deutlich sichtbar; der grosse runde Kern liegt zentral. Es gibt Stämme und Stammstrecken, wo die Zellen zu Gruppen zusammengetreten sind, gewöhnlich aber liegen sie in



1. *Rana ridibunda*: Herz. Nervenplexus im Vorhofmyocardium. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) dicke Nervenfasern d) dünne Nervenfasern e) Nervenplexus. BIELSCHOWSKY'Sches Verfahren. Vergrösserung 600 \times . Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

mehr oder minder grosser Entfernung voneinander einzeln entlang der Nervenstämme. Im Bindegewebe verlaufen dickere oder dünnere glattrandige Fasern, welche stellenweise ein lockeres Geflecht bilden. In der glatten Muskelschicht breiten sich feine Geflechte aus. Das nähere Verhältnis der glatten Muskelzellen zum Nervensystem ist an Hand der Präparate nicht definitiv zu umschreiben, soviel aber ist sicher, dass im Bereiche des glatten Muskelgewebes das vielbetonte *Terminalretikulum* nicht einmal in Spuren nachweisbar ist. Es handelt sich einfach um ein Endgeflecht, dessen feine Endfasern auf den glatten Muskelzellen hypolemmal in Form von Endköpfchen endigen, welche aber nur selten und schwer sichtbar werden. Ähnlich liegen die Dinge an jenen Wandstrecken, wo sich dem glatten Muskelgewebe quergestreifte Fasern untermischen bzw. die glatte Muskelschicht in eine quergestreifte übergeht.

Vorhof

In der Vorhofwand sind die typischen Wandschichten scharf gegeneinander abgegrenzt. Das *Epikardium* ist an der ventralen Oberfläche dicker als an der dorsalen, seine Substanz besteht grösstenteils aus kollagenen Fasern. Seine begrenzenden Epithelzellen sind an der dorsalen Oberfläche eher kubisch und ventral flach, dem *Myokardium* schliesst es sich durch lockeres Bindegewebe an. Das *Myokardium* ist in der Regel dünn und locker strukturiert, die quergestreiften Muskelfasern formen spongiöse Systeme. Die Muskelfasern sind etwas gestreckt und verzweigen. Das *Endokardium* ist an der Basis der sinoatrialen Klappen dick, anderweitig aber relativ dünn. Die Fasern des Bindegewebes sind vornehmlich kollagener Art, doch kommen auch elastische Fasern in ansehnlicher Menge vor. Das *Endokardium* ist sowohl gegen die Vorhofhöhlen, als auch gegen die beiden Seiten des *Septum atriorum* von flachen Epithelzellen begrenzt, die sich mit ihrem grossen runden Kern stark vorwölben.

Das *Epikardium* erhält seine Nervenfasern teils von den aus dem *Sinus venosus* kommenden kleineren Nervenstämmen, teils aus den neben dem, bzw. durch das REMAKSche Ganglion ziehenden Nervenbündeln. Diese Stämme treten in Gestalt kleinerer oder grösserer Bündel ins *Septum atriorum* ein und ziehen dann in Richtung der Kammer nach hinten. Sie enthalten ausser den zahlreicheren varikösen wellig verlaufenden Fasern auch eine kleinere Zahl glattrandiger, dünner sympathischer Fasern. Unter den dickeren Fasern sind häufig dicke markhaltige Fasern anzutreffen, doch sind auch ausschliesslich aus markhaltigen Fasern bestehende Bündel nicht selten. Diese ziehen auf der Basis der atrioventrikulären Klappen in die Kammer. Im *Epikardium* selbst nimmt ein üppiges Geflecht Platz, dessen einzelne Fasern in kleineren oder grösseren Endringen endigen.

Die Vorhofmuskulatur ist von aus den kleineren oder grösseren Stämmen austretenden Nervenästen und Einzelfasern reich durchzogen. Die Endfasern bilden feine Geflechte, deren einzelne Fasern in den quergestreiften Muskelzellen frei endigen (Abb. 1).

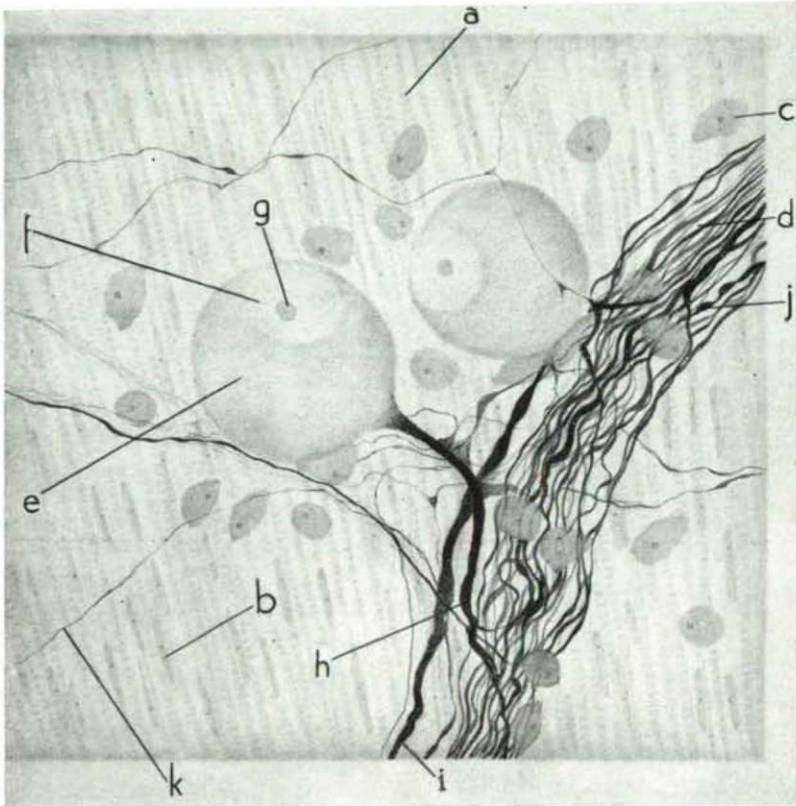
Das *Endokardium* ist relativ reich mit Nervenfasern versorgt, besonders dort, wo der *Sinus venosus* in den rechten Vorhof mündet. Die Nervenfasern ziehen gewöhnlich parallel mit den Bindegewebsfasern, ihre Hauptmasse nimmt unmittelbar unter dem Endothel Platz. Die einzelnen sensorischen Fasern endigen in Endringen.

Vorhofscheidewand

Das *Septum atriorum* ist eine dünne, durchscheinende Lamelle, welche die beiden Vorhöfe voneinander trennt. Den Hauptanteil bildet die mittlere Schicht, das *Myokardium*, welches gegen die Höhlen durch das feine *Endokardium* abgegrenzt ist. Die Muskelfasern des *Myokardiums* verzweigen und bilden ein lockeres Geflecht, diesem Geflecht schliesst sich das *Endokardium* an, dessen Struktur mit der des *Endokardium atriorum* übereinstimmt.

Am reichsten innerviert von allen Herzabschnitten ist die Vorhofscheidewand. Hier verlaufen die vom *Ramus cardiacus* stammenden grösseren Stämme, der *Nervus septalis dorsalis* und der *Nervus septalis ventralis*, entlang dieser

liegen massenhaft Nervenzellen gruppenweise angeordnet, doch schliessen sich ihnen viele auch einzelstehend an. Es sind unipolare Zellen, deren dicker Fortsatz in den Nervenstamm eintritt und auf langer Strecke zu verfolgen ist. Der Zellkörper ist gewöhnlich auffallend gross, rundlich oder etwas gestreckt, der Kern, eine fast regelmässige Kugel, ist stets randständig, ganz nahe der



2. *Rana ridibunda*: Herz. Nervenplexus aus der Vorhofscheidewand. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) Endothelzellkern d) Nervenstamm e) Nervenzelle f) Nervenzellkern g) Nervenzellkörperchen h) Nervenzellfortsatz i) dicke Nerven-faser j) Varix k) dünne Nerven-faser. BIELSCHOWSKY'Sches Verfahren. Vergrösserung 1300 \times . Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Oberfläche gelagert. Das Plasma ist fein granuliert, die Neurofibrillen werden nicht sichtbar, sie treten nur dort hervor, wo der Fortsatz die Zelle verlässt, bilden hier parallele Bündel, die auch in den in den Nervenstamm eintretenden Fortsätzen auf weiter Strecke zu verfolgen sind. Der Zellfortsatz — etwas verjüngt — zieht in seiner ursprünglichen Gestalt im Nervenstamm weiter, ohne zu verzweigen. Es gibt aber — allerdings selten — auch mikroskopische Bilder, die deutlich erkennen lassen, dass der Fortsatz in zwei nahezu gleich dicke Äste zerfällt, die im Nervenstamm in der gleichen Richtung weiterziehen (Abb. 2).

Unter den sich den Nervenstämmen anschliessenden unipolaren Zellen finden sich zahlreiche solche, an die eine relativ dünne, spiralgewundene Faser herantritt. Diese spirale Faser umgibt in vielen Fällen den Halsteil der birnförmigen Zelle und den dort heraustretenden Fortsatz in mehreren Windungen. Sie verbindet bisweilen zwei Zellen miteinander, indem sie — an die beiden sozusagen als Zwillingszellen zu betrachtenden Zellen heran tretend — zuerst den Fortsatz der einen Zelle mehrfach unwickelt, um dann den Fortsatz der anderen Zelle zu umwinden und schliesslich die beiden Zellen gemeinsam zu umspinnen. In beiden Fällen ist deutlich zu sehen, dass die Faser aus einem Nervenstamm heraustritt, also in der Tat ein für die Zelle ganz fremdes morphologisches Gebilde darstellt.

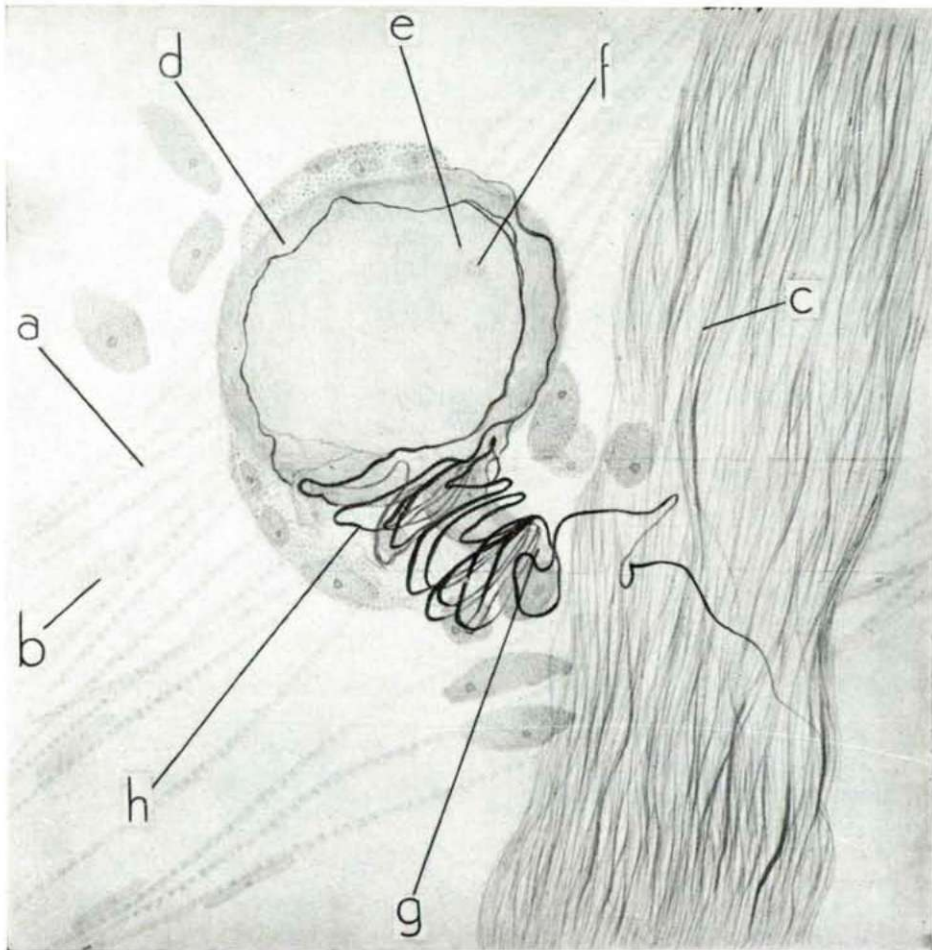
Die die Nervenzellen, besonders aber deren Fortsatz umspinnenden spiralen Fasern haben im Laufe der Zeit allen jenen viel Kopfzerbrechen verursacht, die sich mit der Untersuchung des vegetativen Nervensystems der niederen Wirbeltiere befasst haben, aber auch jenen, die diese Gebilde auch im vegetativen Nervensystem der höheren Vertebraten antrafen. Diese Spiralfasern sind von den einzelnen Forschern in sehr verschiedener Weise ausgelegt worden, man suchte ihren Ursprung und ihre Funktionen auf mannigfache Art zu erklären. Während die einen sie für Zellfortsätze hielten und so die Zellen als bipolare Zellen interpretierten, behaupteten andere, aus den Spiralen bzw. den perizellulären Körbchen träte eine Nervenfasern heraus, welche die benachbarten Zellen, bzw. die Spiralen, miteinander verbinde. Andere wiederum vertraten auf Grund theoretischer Überlegungen und experimenteller Eingriffe die Auffassung, die Spiralen seien *Vagusfasern*, welche als Mittler zwischen dem sympathischen und dem parasympathischen System funktionieren und im heutigen Sinne nichts weiter als interneuronale Synapsen sind.

Die Frage der die Nervenzellen umgebenden spiralen Fasern ist für die Neurohistologie auch heute schwer zu beantworten. Manche halten das Ganze für im Laufe der Phylogenese auftretende Besonderheiten und andere für pathologische Veränderungen (STÖHR, 1947). Es gibt aber auch Forscher, welche die Spiralen für Apparate der Reizübertragung halten und sie den Synapsen zuordnen (ÁBRAHÁM 1950—1956, KIRSCH 1957). Um zwischen den abweichenden Anschauungen einen entschiedenen Standpunkt einnehmen zu können, wollen wir die sich erhebenden Fragen und die im Laufe der experimentellen Untersuchungen erhaltenen Bilder der Reihe nach zu analysieren versuchen.

Im Sinne der einen Auffassung sind die spiralen Fasern nichts anderes als die Fortsätze der mit einem Spiralapparat versehenen Zelle. Gegen eine solche Auffassung sprechen alle jene Präparate, die mit modernen Versilberungsmethoden erhalten wurden und die eindeutig feststellen lassen, dass die die Zelle umspinnende Spirale nicht einen Fortsatz der Zelle selbst darstellt, sondern aus weiterer Entfernung an sie herantritt und ihre Stelle im Nervenstamm auch fixierbar ist (Abb. 3).

Nach der anderen Auffassung handelt es sich bei den Spiralen um im Laufe der Phylogenese erscheinende und wieder verschwindende Gebilde, die einfach als Akzidentien zu betrachten sind, also als Komponenten, die entweder vorhanden sind oder nicht und so das Wesen der Sache absolut nicht berühren. Zweifellos ist eine derartige Beurteilung der Frage keineswegs als richtig anzuspreehen. Derartige Überlegungen und Argumente können nur von Forschern ins Feld geführt werden, die lediglich das vegetative Nervensystem der höheren

Vertebraten untersucht und sich mit dem ähnlichen System der niederen Wirbeltiere absolut nicht befasst haben. Im Sinne meiner Untersuchungen sind die perizellulären Spiralen und Geflechte bei den Wirbeltieren in der Herzwand überall anzutreffen. Sie erscheinen zuerst bei den Fischen, wo sie um die Zellen der Herzganglien in besonderer Schärfe zutage treten. Auch bei den Amphibien sind sie in den Ganglien und im Verlauf der Nervenstämmen vorhanden. Es gibt Spiralen auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugern. Wenn dem aber so ist, so können sie keinesfalls als zusätzliche Komponenten aufgefasst werden, sondern sind als Formationen zu werten, die tatsächliche Bestandteile des höher organisierten Nervensystems und als solche selbstverständlich auch funktionelle



3. *Rana ridibunda*: Herz. Nervenzelle und Nervenstamm aus der Vorhofscheidewand. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) Nervenstamm d) Nervenzelle e) Nervenzellkern f) Nervenzellkörperchen g) Nervenzellfortsatz h) pericelluläre Spiralfaser. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergrößerung 1300 \times Photographisch auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

Bedürfnisse sind. Dass die Spiralen nicht eventuell stellenweise zurückgebliebene Gebilde der Phylogenese sind, beweist überdies auch der Umstand, dass derartige Gebilde im vegetativen Nervensystem der höheren wirbellosen Tiere nicht nachweisbar sind. Dass dem so ist, beweist das gasterointestinale Nervensystem der Hirudineen und Schnecken. In diesem System zeigen sich — wie auch unsere neuesten Untersuchungen beweisen — sowohl bei den Hirudineen, als auch bei den Schnecken grosse birnförmige, unipolare Nervenzellen, deren einziger dicker Fortsatz in den Nervenstamm eintritt. Diejenigen Nervenbilder, welche sich bei der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) mit Leichtigkeit anfertigen lassen, gleichen den aus der Vorhofscheidewand des Frosches (*Rana ridibunda*) erhaltenen bis aufs Haar (Abb. 4). Ein grosser Unterschied besteht aber doch, und der ist, dass die Zellen niemals von einem spiralen Geflecht oder von perizellulären Körbchen umgeben sind. Diese Tatsache spricht dafür, dass die Spiralen nicht im Laufe der Phylogenese akzidentell in Erscheinung tretende Gebilde sind, sondern essentielle und charakteristische Bestandteile des vegetativen Nervensystems der Wirbeltiere, deren Entstehung funktionell bedingt ist.

Die spirale Faser ist ein für die Nervenzelle fremdes, von weit her kommendes Zubehör eines anderen Fasersystems und überträgt — als mit einem grösseren Gebiete in Berührung stehende Formation — der Zelle intensivere Erregungen, und zwar entweder kontinuierlich oder — entsprechend ihrer Synapsennatur — saltatorisch. In diesem Sinne sind die spiralen Gebilde, welche an den grossen Nervenzellen im *Sinus venosus* und am *Septum atriorum* gesichtet wurden, reizübertragende Apparate, die im Sinne der Nomenklatur von KIRSCH den Synapsen mit grossem Transmissionsfelde angehören.

Nach dem Gesagten erhebt sich nun unwillkürlich die Frage nach dem Ursprung der auf das Gebiet des Froschherzens entfallenden Spiralfasern. Auf Grund der Analyse der normalen Bilder ist eine befriedigende Antwort auf diese Frage kaum zu geben, deshalb haben wir in weiteren Versuchen Durchtrennung des einen oder des anderen — eventuell auch beider — Vagusnerven entweder gleichzeitig oder in verschiedenen Zeitabständen vorgenommen. Die Frösche, namentlich die weiblichen Tiere, haben den Eingriff gut toleriert, nur in den seltensten Fällen ging ein Tier infolge der Operation ein. Die operierten Tiere wurden zu verschiedenen Zeitpunkten nach dem Eingriff getötet, das Herz mit 10%igem neutralen Formalin gefüllt und dann die grossen Gefässe unterbunden, einige Monate später der *Sinus venosus* und das *Septum atriorum* herauspräpariert und total imprägniert. Die erhaltenen Präparate liessen feststellen, dass einige Tage nach der Vagusdurchtrennung die Degeneration einsetzte, im Gebiete der Vorhofscheidewand aber nur sehr langsam fortschritt. Die Nervenfasern des Kammermyokardiums waren bereits körnig zerfallen, als an den Spiralen noch keinerlei für den Beginn der Degeneration beweiskräftige Erscheinungen wahrnehmbar waren. War das Material aber Tieren entnommen, die 20—22 Tage nach der Nervendurchtrennung getötet worden waren, so konnte die Degeneration der Spiralen einwandfrei festgestellt werden. Allerdings war die Degeneration auch hier noch keine vollkommene, nur das die Spiralen bildende *Neuroplasma* war in kleine Körnchen gegliedert, die zwar noch zusammenhängen, aber zweifellos anzeigten, dass die Faser ihrem Zerfall nahe war. Diese Nervenbilder lieferten einen klaren Beweis dafür, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen spiralen Fasern und Nervenzellen nicht besteht und auch dafür, dass die Fasern dem Vagusssystem angehören und — als solche

— nach der Durchtrennung des *Vagus* der Degeneration anheimfallen. Wenn dies zutrifft, so sind die perizellulären Spiralen nichts anderes, als dem Fasersystem des *Vagus*nerven angehörende Synapsen, die als Endteile der präganglionären Fasern Reize auf die Fortsätze bzw. auf den Körper der Nervenzellen übertragen.

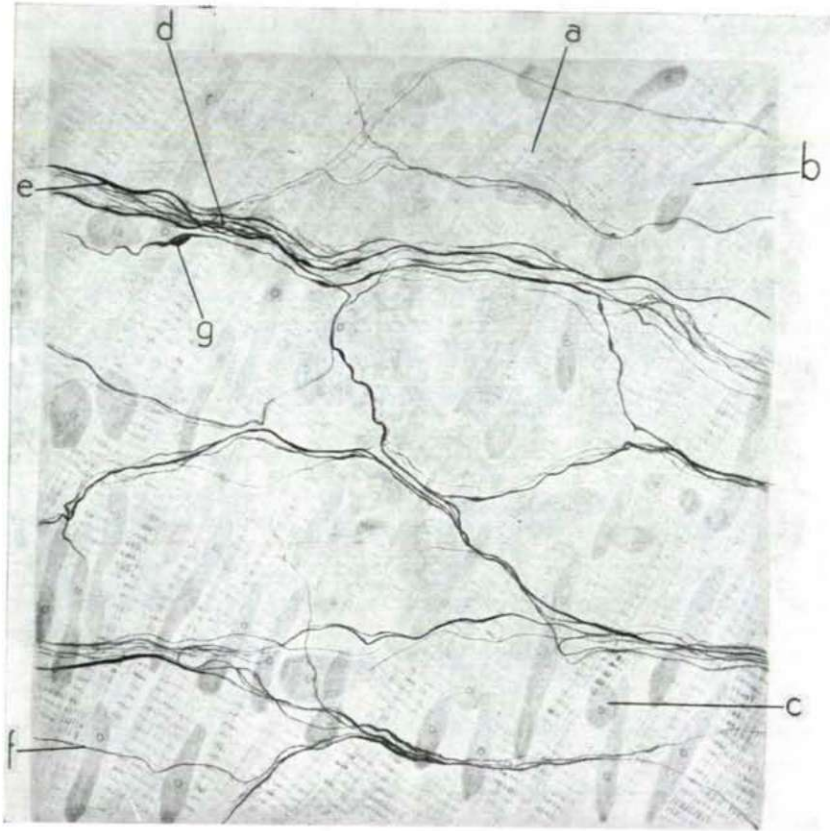


4. *Helix pomatia*: Nervenplexus aus der Wand des Magens. a) Muskelfaser b) Muskelfaserkern c) Nervenzelle d) Nervenzellkern e) Nervenzellfortsatz f) Nervenplexus. BIELSCHOWSKY'sches Verfahren. Vergrößerung 675 \times Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Was die allgemeine Innervation des *Septum atriorum* betrifft, ist zu sagen, dass im *Endokardium* hier, ebenso wie in der Wand der Vorhöfe, feine Geflechte vorhanden sind, deren einzelne Fasern stellenweise in Gestalt kleiner Endringe endigen. Diese — wahrscheinlich dem sensiblen Fasersystem des *N. vagus* angehörenden — Fasern sind die Rezeptoren der Vorhöfe.

Die Nervenfasern des *Myokardiums* der Vorhofscheidewand sind dünn und lang und entfernen sich manchmal weit voneinander. Die aus den Nervenstämmen abzweigenden Bündel und Äste geben allmählich kleinere Zweige ab, welche an den Muskelfasern Geflechte bilden (Abb. 5), deren

Endfasern äusserst fein, varikös und in Totalpräparaten weit zu verfolgen sind, ohne eine innigere Verbindung mit den Nervenfasern erkennen zu lassen. Im allgemeinen ist dies der Fall, da zur Erkennung der Endverbindungen selbst die besten Präparate keine Möglichkeit bieten. Dies ist aber nur Schein. Sorgfältige mikroskopische Untersuchung lässt jeden Zweifel ausschliessend fest-



5. *Rana ridibunda*: Nervengeflecht in der Vorhofscheidewand. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) Endothelzellkern d) Nervengeflecht e) dicke Nerven-faser f) dünne Nerven-faser g) Varixe. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergrösserung 600× Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

stellen, dass die ganz subtilen Nervenendfäserchen in Gestalt kleiner Ringe endigen, und zwar vermutlich unterhalb des Sarkolemmis. KRAUSE erwähnt auch geweihartige Formationen, die aber in unseren Präparaten nicht gesichtet werden konnten. Die im *Septum* verlaufenden Nervenstämme (*N. septalis dorsalis*, *N. septalis ventralis*) gehen am hinteren Ende des *Septums* in zwei grössere Ganglien, die BIDDER'schen Ganglien, über.

Kammer

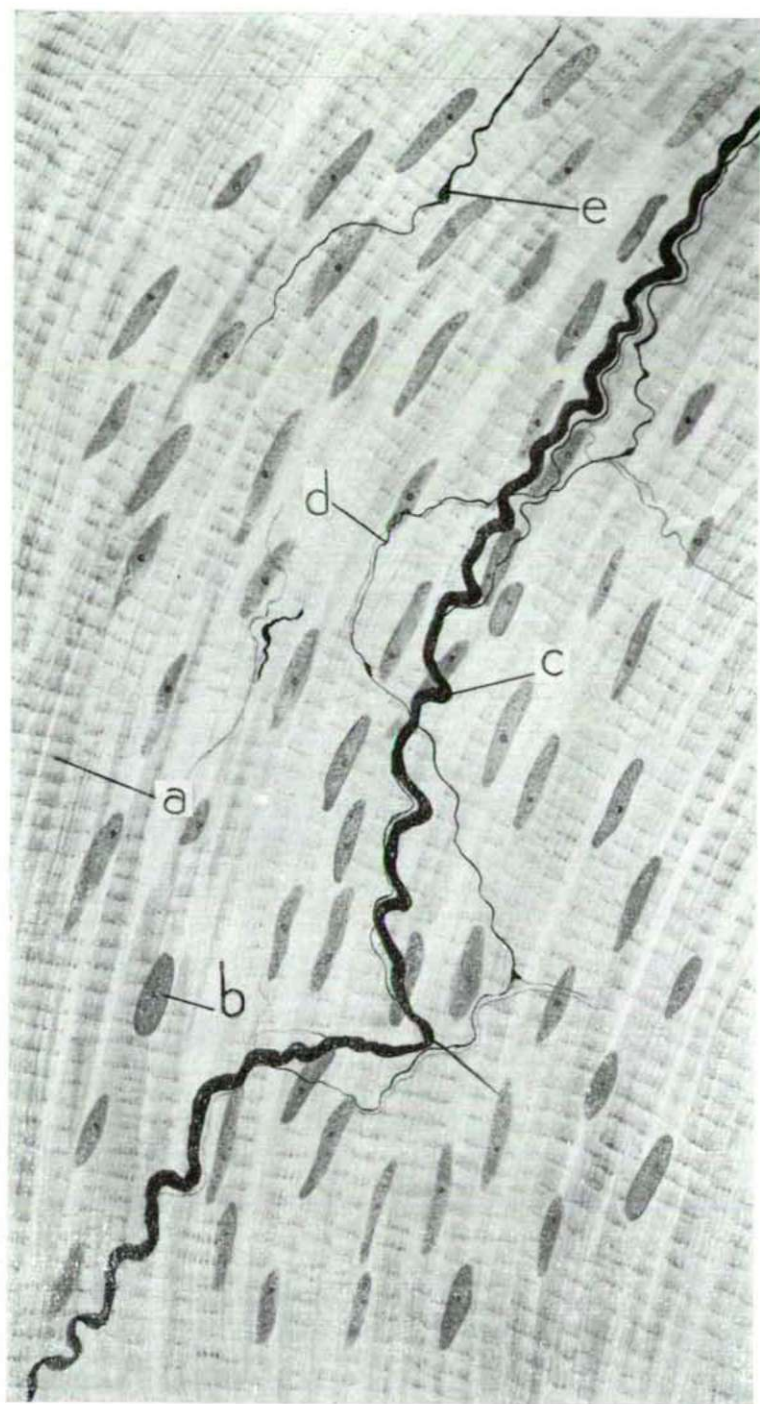
Die histologischen Schichten der Kammer sind das *Epi-*, *Myo-* und *Endokardium*. Das *Epikardium* besteht aus kollagenen Bindegewebsfaserbündeln mit zahlreichen elastischen Fasern und ist nach der Oberfläche hin von einschichtigem Plattenepithel aus länglichen und auffallend flachen Zellen begrenzt.

Das *Myokardium* bilden quergestreifte Muskelfasern, welche — angesichts der mannigfachen Aufgaben der Kammer — verschiedene Schichten formen, von denen die oberflächliche am einheitlichsten ist und in Gestalt einer zusammenhängenden Rinde das Höhlensystem der Kammer begrenzt. Einwärts schliessen sich der Rinde die verschiedenen Systemen angehörenden, verschiedene Richtungen einnehmenden Bündel an, welche *in vivo* die einzelnen Nebenhöhlen des komplizierten Höhlensystems — den physiologischen Bedürfnissen gemäss — erweitern oder verengen.

Das *Endokardium* besteht auch hier aus faserigem Bindegewebe, dessen lockeres System aus kollagenen Fasern elastische Fasern durchschreiten. Die Epithelzellen, welche einwärts das Bindegewebe in einer Schicht begrenzen, sind länglich, flach, und nur dort gebauert, wo der Kern liegt. Die einzelnen Kammerschichten sind mit Nervenfasern reichlich versorgt. Die im *Endokardium* ziehenden dicken Nervenstämmen, sowie die ihnen entspringenden Nervenbündel enthalten auch markhaltige Fasern, welche sich nach Verlust ihrer Markscheide allmählich den sympathischen Fasern untermischen.

Das *Epikardium* durchziehen lockere Nervengeflechte, deren Endfasern stellenweise in deutlich wahrnehmbaren Endringen endigen. Die Endringe sind natürlich nicht häufig, treten stellenweise aber scharf hervor. Ihrer Lokalisation und Form nach dürften sie — zusammen mit den auch im Vorhofepikardium sichtbaren Endringen — die Rezeptoren der Herzwand darstellen. Die im *Epikardium* und stellenweise auch im *Endokardium* wahrnehmbaren Endringe sind die ersten Erscheinungsformen der Rezeptoren des Wirbeltierherzens, die — im System aufwärts schreitend — stetig an Zahl und Grösse zunehmen, um bei den Säugern in Gestalt komplizierter Nervenendapparate aufzutreten. Häufig sind Ganglien und entlang der Nervenstämmen die Nervenzellen.

Das Kammermyokardium ist reich an Nervenfasern; die kleineren und grösseren Nervenstämmen ziehen — ausgehend vom Gebiet des BIDDER'schen Ganglions — grösstenteils rückwärts in der Rindensubstanz der Muskulatur. Unter den Fasern finden sich dünnere und dickere, gerade und spiralgewundene, und nicht selten auch ganz dicke mit zuweilen deutlich hervortretender Markscheide. Die dicken Fasern sind in der Regel von auffallend dünnen Fasern begleitet, die sich ihnen entweder eng anschmiegen oder aber, kleinere oder grössere Schlingen und Kurven bildend, die Bahn der dicken Fasern kreuz und quer durchschreiten (Abb. 6). Der Verlauf der dünnen Fasern in den einzelnen Nervenbündeln ist nicht gerade zu nennen, sie bilden hie und da Schlingen oder schreiten — ihren ursprünglich eingeschlagenen Weg ändernd — in entgegengesetzter Richtung fort. Charakteristisch für solche Fasern ist auch ihre streckenweise Verdickung und anschliessende Verdünnung, worauf sie dann ohne wahrnehmbare Kaliberänderung kreuz und quer zwischen den Muskelfasern dahinziehen (Abb. 7). In anderen Fällen reihen sich kleinere sowohl in den dicken, als auch in den dünnen Fasern fast regelmässig kleinere oder grössere Varikositäten aneinander, zuweilen in länglich gestreckter Form und andernorts



als rundliche oder ovale Gebilde. Interessant ist, dass an ein und demselben mikroskopischen Bilde die verschiedenen Fasern in dieser Hinsicht ein ganz verschiedenes Habitusbild aufweisen und überall auch Fasern in nicht einmal geringer Zahl vorkommen, an denen keine Spur einer Varikositätenbildung zu entdecken ist (Abb. 8).

Das *Endokardium* ist — besonders an der Austrittsstelle des *Bulbus cordis* — überaus reich innerviert, die Fasern bilden vornehmlich in unmittelbarer Nähe des *Myokardiums* deutlich erkennbare Geflechte, deren einzelne Fasern in Endringen endigen. Die Ringe sind stellenweise zahlreich und manchmal zu mehreren beieinander anzutreffen, sie stellen — ebenso wie die aus dem *Epi-* und *Endokardium* mitgeteilten ähnlichen Gebilde — Rezeptoren der Herz- wand dar.

Bulbus cordis

Der *Bulbus cordis* hebt sich aus der muskulösen Wand des linken Kammer- teiles hervor, seine Basis ist dick, wird kranialwärts allmählich dünner und geht in den *Truncus arteriosus* über. Auf das die übliche Struktur aufweisende *Epikardium* folgt das *Myokardium*, welches aus quergestreiften Muskelfasern besteht und deshalb als echter Herzabschnitt zu gelten hat. Seine ausserordent- lich entwickelte Muskulatur besteht vornehmlich aus zirkulären Muskel- bündeln. Einwärts ist die Muskulatur von einer etwa 30—40 μ dicken elastischen Membran begrenzt, die auch kollagene Fasern enthält und der sich das typische *Endokardium* anschliesst.

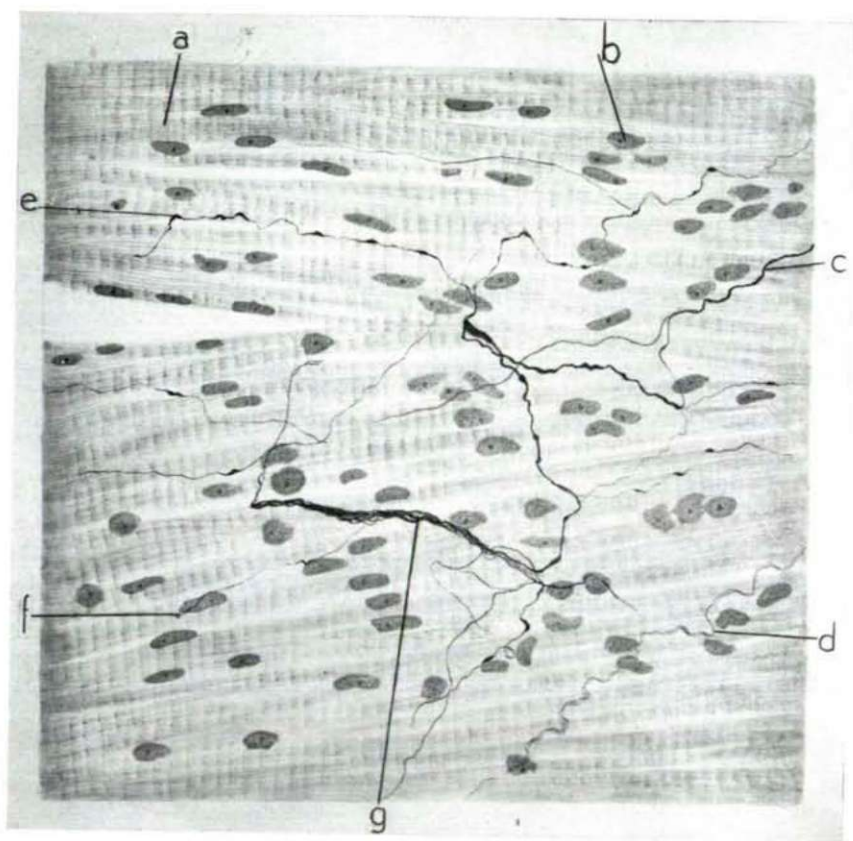
Im *Epikardium* verlaufen grössere Nervenstämmе, die aus markhaltigen Fasern und nackten Achsenzylindern bestehen. Ihnen entspringen kleinere und grössere, gemischte Fasern enthaltende Äste, die allmählich verzweigen, um dann feine Endgeflechte zu formen. Unter den dünnen Nervenfasern finden sich auch hier in beträchtlicher Zahl solche, die in Endringen endigen.

Das *Myokardium* ist von verschiedenen dicken Fasern im wahrsten Sinne des Wortes durchwebt. Zwischen den einzelnen quergestreiften Muskelschichten wechseln ebenfalls Nervengeflechte verschiedener Erscheinungsform ab. Darunter befinden sich auch überaus locker gewirkte. Sie enthalten gleicher- massen dicke, stellenweise besondere Anschwellungen aufweisende und auf- fallend dünne Fasern, die bisweilen dem Verlauf der dicken Fasern folgen. Am Ende der einzelnen dünnen Fasern, aber auch in ihrem Verlauf, finden sich häufig Endringe, stellenweise gar zu Haufen angeordnet. (Abb. 9).

Neben den lockeren Geflechten gibt es auch solche, an deren Aufbau zahlreiche Fasern beteiligt sind, und zwar besonders an Stellen, wo die Muskelschicht unmittelbar dem *Endokardium* aufliegt. Die Fasern, welche diese Geflechte zustandebringen, sind vorwiegend dünn, so dass sie dem ganzen

6. *Rana ridibunda*: Herz. Nervenfasern aus dem Kammermyocardium a) quergestreifte Muskel- faser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) dicke Nervenfaser d) dünne Nervenfaser e) Varix. BIELSCHOWSKY'SCHES Verfahren. Vergrösserung 600 \times Photographisch auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

System Endgeflechtcharakter verleihen. Der Verlauf der Fasern in den Geflechten ist stark wellig, oft sogar zickzackförmig. Die Fasern sind grösstenteils frei von Varikositäten, dafür aber reich an Endringen, die teils tatsächlich terminal, teils entlang der Faserstrecke einzeln oder gepaart liegen. Auch von den letzteren ist in jedem Falle festzustellen, dass sie Endringe sind, deren Zusammenhang nicht erkennbar ist, oder solche, deren verbindende Ästchen erst mit stärkerer Vergrösserung sichtbar werden. Die Nähe des Geflechtes zum *Endokardium* und das gewaltige System der Endringe legen den Gedanken nahe, dass hier von einem reichen sensorischen System die Rede ist, welches in der *Bulbuswand* als *Rezeptorapparat* funktioniert. Auf Grund des Ortes und der Struktur des Systems ist mit Recht anzunehmen, dass es sich hier in der Tat um einen *Depressorapparat* handelt, wie wir ihn im Aortenbogen der höheren Wirbeltiere vorfinden.

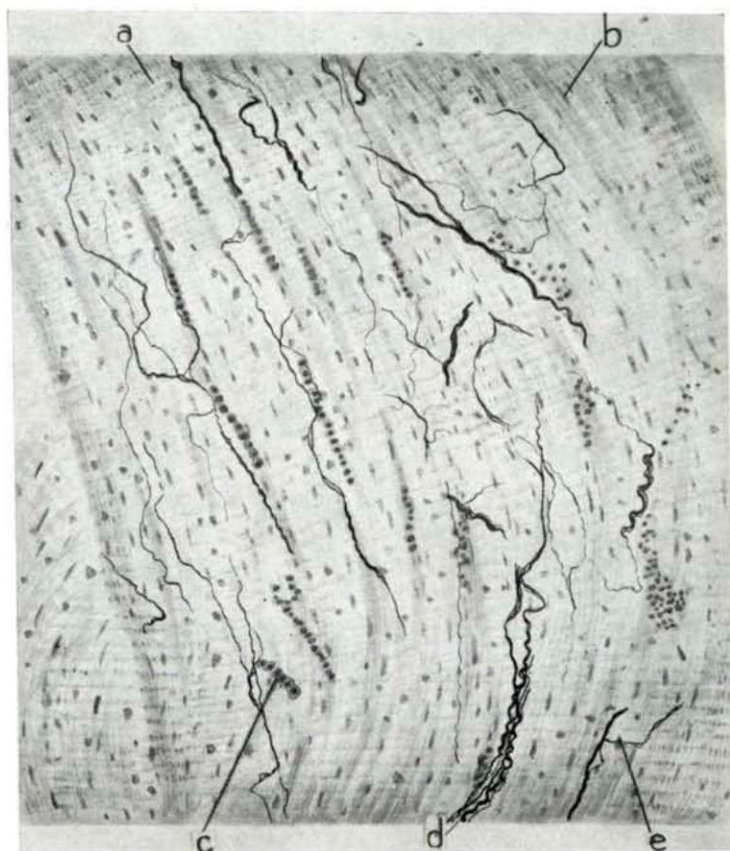


7. *Rana ridibunda*: Herz. Nervengeflecht im Kammermyokardium. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) dicke Nervenfasern d) dünne Nervenfasern e) Varix f) Nervenendigung g) Nervengeflecht. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergrösserung 600 \times . Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Die Nervenendigungen des Myokardiums

Nach dem Gesagten erhebt sich die Frage, wie sich die Nervenfasern, welche sämtliche Teile des *Myokardiums* durchweben, den quergestreiften Muskeln anschliessen. Diese Frage ist älteren Datums und im Laufe der Zeit auf verschiedene Weise erklärt worden. Die Ursache hierfür ist einerseits in der Verschiedenheit der benutzten Methoden und andererseits in der individuellen Einstellung der einzelnen Forscher zu suchen. Um hier Klarheit zu schaffen, wollen wir kurz die von den einzelnen Untersuchern vertretenen Ansichten in dieser Frage überblicken.

RANVIER (1880) kam an Hand des Studiums seiner vergoldeten und Osmiumsäure-behandelten Präparate zu dem Schluss, dass in der Herzmuskulatur des Frosches die Nervenfasern in das Innere der Muskelfasern hineintreten,



8. *Rana ridibunda*: Herz. 68 Stunden nach der Durchtrennung der beiden *Vagus*. Innervation des Kammermyokardiums. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) Erythrocyten d) Nervenstamm e) Nervenfaser. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergrößerung 160 \times . Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

aber nicht dort endigen, sondern in die benachbarten Muskelfasern übergehen. OPENSCHOWSKY (1883) fand auf Grund seiner Untersuchungen an vergoldeten Reptilienherzpräparaten, dass die Nervenfasern auf den Muskelfasern in Gestalt von Endköpfchen endigen und niemals in das Innere der Muskelfasern eintreten.

Von den späteren Untersuchern nahmen SMIRNOW (1890) und JAKUES (1894), die das *Myokardium* des Froschherzens mit dem EHRLICH'schen und dem GOLGI'schen Verfahren untersuchten, für die Richtigkeit der Feststellungen von OPENSCHOWSKY Stellung.

HOFMAN (1902), der sich eher der Ansicht von RANVIER anschloss, behauptete, die Nervenfasern träten weder in die Muskelfasern des *Myokardiums* ein, noch endeten sie frei, sondern bildeten ein zusammenhängendes Netzwerk.

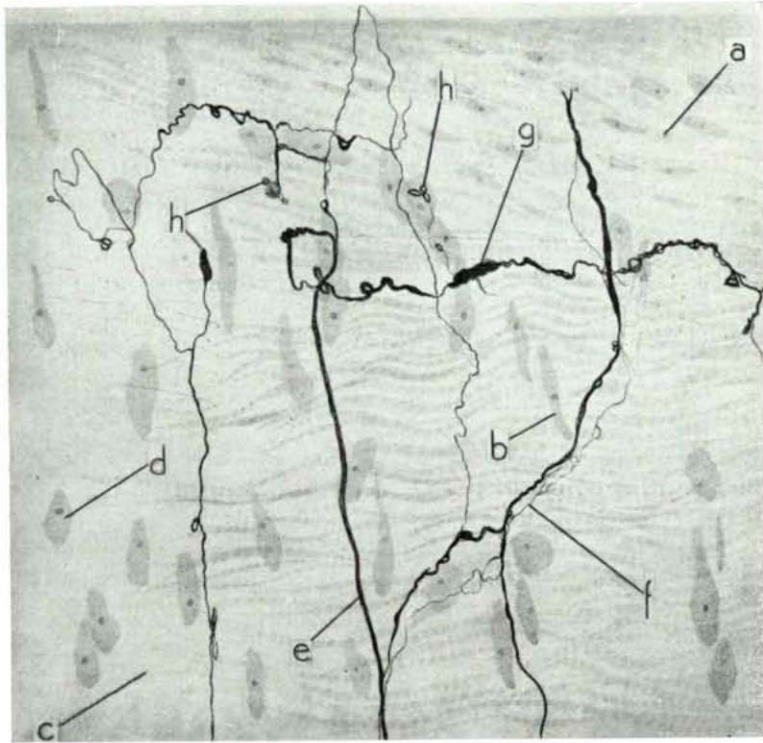
MICHAÏLOW (1908) untersuchte das Froschherz mit der einen Modifikation des RAMON Y CAJAL'schen Verfahrens und kam zu dem Ergebnis, dass die Nervenfasern zwischen den Muskelfasern des *Myokardiums* frei endigen, die Neurofibrillen aber weiterziehen, ohne irgendwo zu endigen.

Unter Verzicht auf weitere Literaturangaben wollen wir — gestützt auf unsere Präparate — unseren eigenen Standpunkt kurz umreißen. Die Nervenfasern durchziehen, wie wir oben gesehen haben, jeden einzelnen Teil des *Myokardiums* in reicher Fülle und verzweigen allmählich. Durch die Verzweigungen entstehen ganz feine, mit zarten Varikositäten dicht besetzte Endfäserchen, und diese endigen in den Muskelfasern, unmittelbar unter dem Sarkolemm. Dass diese Fasern in der Tat endigen, wird in jedem gut gelungenen Präparat einwandfrei erkennbar. Eine andere Frage aber ist, ob diese Ringe in den Muskelfasern liegen oder sich nur der Oberfläche des Sarkolemmes anschließen. Diese Frage ist mit Hilfe des Lichtmikroskops kaum zu entscheiden, aber es gibt dennoch Anhaltspunkte, die wir bei der Beurteilung der gesamten Nervenendigungen zu benutzen pflegen und die unseres Erachtens auch bei der Beantwortung der obigen Frage von entscheidender Bedeutung sind. Dieser Anhaltspunkt ist die Lokalisation der Endringe und des Kernes der Muskelfaser im mikroskopischen Bilde. Wenn man nämlich bei einer bestimmten Einstellung Kern und Endringe gleichermassen deutlich wahrnehmen kann, so besteht kein Grund einen anderen Standpunkt einzunehmen als den, dass auch der Ring im *Protoplasma* der Muskelzelle Platz nimmt. Nachdem wir bei der Überprüfung unserer Präparate zahlreiche solche Bilder fanden, sprechen wir uns entschieden dafür aus, — und diesen Standpunkt haben wir auch früher (1937) vertreten —, dass die Nervenfasern in den Muskelzellen des *Myokardiums* hypolemmal in Gestalt von Endringen endigen.

Der Ursprung der intrakardialen Nervenfasern

Die auf das Gebiet der Herzwand entfallenden Nervenfasern entstammen teils dem *Vagus*, teils dem *Halssympathicus* und teils den intrakardialen Ganglien. Welcherart Fasern die einzelnen histologischen Schichten der Wandung versorgen, kann nur auf Grund theoretischer Überlegungen befriedigend beantwortet werden. Somit scheint die Festlegung natürlich, dass die das *Epikardium* und *Endokardium* innervierenden Fasern — entsprechend der

Natur der Dinge — dem sensiblen System des *Vagus* angehören. Jene Fasern aber, die der Versorgung des *Myokardiums* dienen, können allen drei Fasergruppen gleichermassen entstammen. Die Frage, welchem der drei Systeme die einzelnen Fasern des *Myokardiums* angehören, kann — rein auf normale Nervenbilder gestützt — nicht beantwortet werden, nur soviel ist festzustellen,



9 *Rana ridibunda*: Herz. *Bulbus cordis*. Nervengeflecht und Nervenendigungen. a) quergestreifte Muskelfaser b) quergestreifter Muskelfaserkern c) Bindegewebe d) Bindegewebskern e) dicke Nervenfasern f) dünne Nervenfasern g) Varix h) Nervenendigung. BIELSCHOWSKY'Sches Verfahren. Vergrößerung 600 \times . Photographisch auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

dass es dicke markhaltige Fasern sind, die im *Myokardium* der Herzwand überall vorkommen und den zentralen *Vagus*fasern angehören. Dagegen aber kann nicht behauptet werden, dass die nicht-markhaltigen Fasern teils sympathische Fasern und teils postganglionäre Fasern der intrakardialen Ganglien sind. In Anbetracht dieses Sachverhaltes haben wir zur Entscheidung der Frage experimentelle Eingriffe vorgenommen. Bei grösseren Seefröschen (*Rana ridibunda*) wurde der rechte oder linke *Nervus vagus* unmittelbar unterhalb des *Ggl. jugulare* durchtrennt. Da die Tiere den Eingriff ohne jede grössere Erschütterung vertrugen, haben wir dann nacheinander — später sogar gleichzeitig — beide *Vagi* durchschnitten. Im letzteren Falle war

die Mortalität eine ziemlich hohe, aber auch so gelangten wir in den Besitz vieler Tiere, welche die beiderseitige Vagotomie 20, 30, 40 und gar 50 Tage überlebten. An den operierten Tieren war festzustellen, dass im Kammermyokardium die Degeneration 20 Stunden nach der beiderseitigen *Vagus*durchtrennung einsetzt. In den feineren, besonders in den terminalen Fasern erschienen die typischen *Granula* und später konnte auch festgestellt werden, dass ein ansehnlicher Teil der Fasern zerfallen und verschwunden war.

Die mit diesem Verfahren durchgeführten experimentellen Untersuchungen überzeugten uns auch davon, dass nicht nur die Fasern des Vorhofmyokardiums, sondern auch jene Fasern degeneriert waren, welche der Versorgung des Kammermyokardiums dienen. Diese Erscheinung spricht dafür, dass die zentralen Fasern des *N. vagus* auch in das Kammermyokardium hinabreichen, was nur so zu erklären ist, dass nicht die gesamten *Vagus*fasern im *Sinus venosus* und in den Vorhofganglien endigen, sondern manche auch die Ganglien durchschreiten und in der Kammer endigen. Natürlich kann dieses Phänomen auch dahin erklärt werden, dass die Fasern des Kammermyokardiums sämtlich postganglionäre Fasern sind, die nach beiderseitiger Vagotomie deshalb degenerieren, weil sie aus den in Degeneration begriffenen Fasern keine Impulse erhalten.

Ganglien

Im Froschherzen nehmen drei grössere Ganglien Platz, und zwar im *Sinus venosus* das REMAK'sche, im unteren Abschnitt der rechten Vorhofwand das LUDWIG'sche und rechts und links vom *Septum atriorum* die beiden BIDDER'schen Ganglien. Bei diesen Ganglien handelt es sich in Wirklichkeit um Geflechte, welche Nervenzellen enthalten. Die Nervenzellen sind relativ gross, ihrem Körper entspringt ein einziger Fortsatz, in dem bisweilen die Neurofibrillen sehr deutlich sichtbar werden. Der Fortsatz — breit, allmählich verzweigend, oder aber etwas verjüngt — tritt in einen der Nervenstämme ein. Den einen Teil dieser Zellen charakterisieren die spiralen Fasern bzw. die perizellulären Körbchen. Die gemachten Beobachtungen, die experimentellen Eingriffe und die theoretischen Überlegungen sprechen dafür, dass die letzteren Synapsen sind, und zwar im Sinne der KIRSCH'schen Nomenklatur Synapsen mit grossem Transmissionsfelde. Ausserdem werden an manchen Zellen, besonders an den in den interseptalen Nerven gelegenen, kleinere oder grössere Knötchen sichtbar, die — nach ihrer Lage und Form zu urteilen — als Synapsen mit kleinem Transmissionsfelde interpretiert werden müssen.

Die Nervenzellen, sowohl die in den Ganglien genannten drei Geflechten liegenden, als auch jene, die sich entlang des *N. septalis dorsalis* und *N. septalis ventralis* aufreihen, geben — mitsamt ihren Fortsätzen — eine intensive Cholinesterasereaktion, aber nur an der Zelloberfläche. Dieser Befund unterstützt die morphologische Feststellung, wonach diese Zellen zum System des *Nervus vagus* gehören. Daneben gibt es in den Ganglien auch Nervenzellen, welche keine Enzymreaktion geben, diese betrachten wir als vom *N. sympathicus* stammend. Mit Hilfe der GÖMÖRI'schen Chromhämatoxylin-Phloxinfärbung konnte zuweilen der Nachweis erbracht werden, dass in einem Teile dieser Ganglienzellen neurosekretorische Prozesse stattfinden.

Perikardium

Das *Perikardium* ist eine aussergewöhnlich feine Bindegewebsmembran, die sich leicht vom Herzbeutel loslösen lässt. Sie enthält reichlich Pigmentzellen und elastische Fasern. Letztere liegen stellenweise massenhaft angereichert nebeneinander; nach Resorcin-Fuchsinfärbung erscheinen diese Stellen tiefschwarz. Sie sind ziemlich reich innerviert. Die kleineren und grösseren Nervenbündel und die aus ihnen heraustretenden einzelnen Fasern bilden ein lockeres Geflechsystem. Unter den Fasern befinden sich dicke und auffallend dünne. Ihre Erscheinungsform lässt darauf schliessen, dass die dicken Fasern sensible und die dünnen gefässversorgende Fasern sind. Sensorische Nervenendigungen konnten nicht nachgewiesen werden.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen an Seefröschen (*Rana ridibunda*) und Feuersalamandern (*Salamandra maculosa*) mit der vitalen Methylenblau-Methode und verschiedenen Versilberungsverfahren haben folgende Ergebnisse gezeitigt.

1. Die Nervenfasern, welche teils aus dem *Vagus*, teils aus dem Halssympathicus und teils aus den intrakardialen Ganglien stammen, durchziehen in reicher Fülle sämtliche Schichten der Herzwand und schliessen sich sowohl in den aus Bindegewebe, als auch in den aus Muskelfasern bestehenden Schichten mittels kleinerer oder grösserer Endringe den Aufbauelementen des Wirtsgewebes an.

2. Entlang der im *Sinus venosus* ziehenden Nervenstämmen, aber auch in den Stämmen selbst, liegen grosse unipolare Nervenzellen aneinandergereiht, deren dicke Fortsätze in den Nervenstamm eintreten, die einzelnen Nervenzellen kettenförmig miteinander verbindend die allmählich abnehmenden Fasern ersetzen und in Richtung der Peripherie vermehren.

3. Im *Epikardium* und *Endokardium* sind sowohl in den Vorhöfen, als auch in der Kammer am Ende eines grossen Teiles der Fasern deutlich Ringe sichtbar, welche — ihrer Lage und Struktur nach zu urteilen — die Rezeptoren des Herzens sind.

4. Im *Myokardium* sowohl der Vorhöfe, als auch der Kammer breiten sich reiche Nervengeflechte aus, an deren Aufbau markscheidenhaltige parasympathische und marklose sympathische Fasern gleichermaßen beteiligen. Die Geflechte gestalten sich besonders an jenen Stellen reich und abwechslungsreich, welche dem *Epi-* bzw. *Endokardium* nahe liegen.

5. Die Nervenfasern, welche die Muskelfasern des *Myokardiums* versorgen, endigen auf den Muskelfasern in Endringen unterhalb des Sarkolemmes.

6. Die Nervenzellen — namentlich am Gebiete der Vorhofscheidewand — sind häufig von Spiralen umgeben, welche auf Grund der nach experimentellen Eingriffen erhaltenen mikroskopischen Bilder vom *Vagus* abstammen und die morphologische Grundlage der inter-neuronalen Transmission sind.

7. Im *Bulbus cordis*, im *Epikardium* und am äusseren Teil des *Myokardiums* kommen massenhaft dicke Fasern und — als Endsystem derselben — relativ grössere Endringe vor. Die äussere Erscheinung und Struktur der Systems sprechen dafür, dass — ebenso wie bei den höheren Ordnungen — auch hier depressorische Funktionen ablaufen dürften.

8. In einem Teil der Nervenzellen ist eine intensive Cholinesteraseaktivität nachweisbar und im ganzen intrakardialen System liegen stellenweise Zeichen einer Neurosekretion vor.

Schrifttum

1. ÁBRAHÁM, A.: A gerincesek intracardiális idegrendszer. Das intracardiale Nervensystem der Wirbeltiere. Magyar Term. Tud. Értesítő 56. 32—346 (1937.)
2. ÁBRAHÁM, A.; STAMMER, A.: Die mikroskopische Innervation des Vogelherzens. Acta Biol. (Univ. Szeged) 3. 247—274 (1957.)
3. ÁBRAHÁM, A.; HORVÁTH, I.: Über die mikroskopische Innervation des Herzens von Süswasser-Knochenfischen. Z. mikr.-anat. Forsch. 65. 1—20 (1959.)

4. BENNINGHOFF, A.: (1930.) Blutgefäße und Herz in W. Möllendorff's Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 6/1. 1—225. Berlin, Springer.
5. BENNINGHOFF, A.: (1933.) Das Herz in L. Bolk's; E. Göppert's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 6. 467—555. Berlin, Wien, Schwarzenberg.
6. BOEKE, J.: The innervation of the muscle fibres of the myocardium and the atrioventricular bundle of His in the heart of the tortoise. *Proc. Acad. Amsterdam*. 28. 32—56 (1925.)
7. DOGIEL, J.: Die Ganglienzellen des Herzens bei verschiedenen Tieren und beim Menschen. *Arch. mikr. Anat.* 14. 470—480 (1877.)
8. DOGIEL, J.: Einige Daten der Anatomie des Frosch- und Schildkrötenherzens. *Arch. mikr. Anat.* 70. 780—797. (1907.)
9. FREEDMANN, B.: Microscopy of synapses of nonexcited frog heart. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 80. 399—400. (1952.)
10. GAUPP, E.: (1899.) Anatomie des Frosches 2. 247—275. Braunschweig, Friedrich Vieweg.
11. GERLACH, L.: Ueber die Nervenendigungen in der Musculatur des Froschherzens. *Virchow's Archiv* 66. 3—39. (1874—76.)
12. GOVAERTS, J.: Contribution à l'étude de l'innervation sympathique du coeur. *Arch. Int. Med. Exp.* 11. 629—707. (1936.)
13. HORVÁTH, I.: Az idegrendszer experimentális vizsgálata a békák szívében. (Examen expérimental du système nerveux effectué sur des coeurs de grenouilles. *Állattani Közl.* 47. 94—97. (1959.)
14. KRAUSE, R.: (1923.) Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. 3. 589—595. Berlin, Leipzig, Walter de Gruyter.
15. LAWRENTJEW, B. J.: Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems I. Die Beteiligung des Vagus an der Herznervation. *Z. mikr.-anat. Forsch.* 16. 383—411. (1929.)
16. MARCUS, H.: Über die Innervation des Herzmuskels. *Anat. Anz.* 59. 145—148. (1925.)
17. MITSCHALL, G. A. G.: (1956.) Cardiovascular innervation. London, Livingstone Ltd.
18. NONIDEZ, J. F.: Studies on the innervation of the heart I—II. *Amer. J. Anat.* 65. 361—413. (1939.); 68. 151—189. (1941.)
19. OPENCHOWSKY, TH.: Beitrag zur Kenntnis der Nervenendigungen im Herzen. *Arch. mikr. Anat.* 22. 232—259. (1883.)
20. SETO, H.: Mikroskopische Studien zur Innervation des Menschlichen Herzens. Arbeiten aus dem Anat. Inst. der Kaiserlich-Japanischen Univ. zu Sendai. 19. 1—47. (1936.)
21. SMIRNOW, A.: Die Struktur der Nervenzellen in Sympathicus der Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* 35. 407—422. (1890.)
22. SMIRNOW, A.: Über die sensiblen Nervenendigungen im Herzen bei Amphibien und Säugetieren. *Anat. Anz.* 10. 437—462. (1900.)
23. STÖHR, PH.: (1957.) Innervation des Gefäßsystems in Möllendorff's Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen 4/5. 182—228. Berlin, Springer.
24. WOLLARD, H. H.: The innervation of the heart. *J. anat.* 60. 345—373. (1936.)